ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ ԶԵԿՈՒՅՑՆԵՐ
ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР

XXII 1956 1

ФИЗИОЛОГИЯ

А. М. Алексанян и Е. А. Худоян

Угашение тормозного условного раздражителя*

(Представлено Л. А. Орбели 29.V.1955)

Из двух основных нервных процессов—возбуждения и торможения—современной физиологией особенно выдвигается необходимость всестороннего изучения процесса торможения.

Особый интерес представляет вопрос о природе внутреннего—условного—торможения. И. П. Павлов (1), указывая на различие существующих видов торможения, в то же время утверждал, что физико-химическая основа их должна быть одной и той же.

Еще в раннем периоде развития учения об условных рефлексах, когда было найдено условнорефлекторное торможение функции, развилось представление, что тормозные условные раздражители обладают всеми теми свойствами, которые присущи положительным условным раздражителям. Экспериментальные данные, полученные впоследствии, полностью подтвердили правильность такого взгляда. Условные отрицательные связи ничем не отличаются от условных положительных связей, за исключением своего знака—направления реакции.

Несмотря на многочисленные факты, подтверждающие это общее положение, в этом вопросе имеется пробел, который, на наш взгляд, имеет существенное значение для решения вопроса о соотношении процессов возбуждения и торможения.

Известно, что если условный положительный раздражитель не подкрепляется безусловным, то со временем условный рефлекс угасает—раздражитель теряет свое значение. Если исходить из указанного выше положения об общности свойств двух основных нервных процессов, то уместна постановка вопроса, а что происходит в аналогичных условиях с условным тормозным раздражителем? Как ни странно, однако, вопрос об угашении тормозного раздражителя не только не разработан, но и вовсе не ставился.

* Экспериментальная часть работы выполнена в Институте физиологии Академии наук Армянской ССР.

На первый взгляд постановка такой задачи могла показаться нелепой. В самом деле, известно, что угашение положительного условного раздражителя в связи с потерей им сигнального значения приводит к развитию торможения. В основе угашения лежит один из видов внутреннего торможения. К чему же могло привести угашение тормозного условного раздражителя? К дальнейшему развитию торможения? Но тогда об угашении как о таковом и речи быть не может, так как сигнальное значение тормозного раздражителя останется таким же, каким оно было до угашения.

Но этим и многим другим недоуменным вопросам, связанным с поставленной задачей, можно противопоставить ряд других вопросов, возникающих при более глубоком анализе существа дела.

И. П. Павлов нередко тормозные раздражители называл отрицательными раздражителями, а тормозные рефлексы рассматривал как результат отрицательных связей, не расшифровывая в деталях сущности этих отрицательных связей. Тогда возникает вопрос: если можно подвергнуть угашению положительные связи, то почему нельзя угасить также и отрицательные связи?

При таком подходе к вопросу поставленная выше задача кажется естественной. Если условный положительный раздражитель в результате систематического неподкрепления (угашения) теряет свое сигнальное значение, то, очевидно, что и условные отрицательные раздражители при определенных условиях должны потерять свое сигнальное значение.

Но тут возникает другой весьма важный вопрос методического характера. Каким же образом нужно поступить, чтобы ту же процедуру неподкрепления применить и в отношении условного отрицательного раздражителя, когда нам известно, что именно благодаря неподкреплению раздражитель приобретает тормозные свойства? Чтобы преодолеть эту методическую трудность, нужно было найти соответствующую форму эксперимента. Для этого необходимо вспомнить способ образования тормозных раздражителей. Если взять какой-либо индиферентный раздражитель и изолированно—вне системы положительных условных раздражителей, систематически применять его, не сопровождая подкреплением, то такой раздражитель, как известно, не приобретает свойств ни положительного, ни отрицательного раздражителя — он остается индиферентным. Однако, если тот же раздражитель применить в системе положительных условных раздражителей, то он приобретает свойства тормозного раздражителя. Следовательно, одним из условий образования отрицательных условных раздражителей, кроме неподкрепления, является также противопоставление его условным положительным раздражителям. Так, например, при угашении условный раздражитель противопоставляется самому себе, при дифференцировке—другому раздражителю и т.д.

Полученные нами экспериментальные данные привели нас к мысли что механизм образования тормозных связей основан на явлении по

следовательной индукции (²), и этот вывод полностью согласуется с взлядами Л. А. Орбели (³).

Исходя из этих теоретических положений, мы и решили, что если условный тормозной раздражитель систематически применять изолированно, вне системы положительных раздражителей, то можно добиться его угашения.

Опыты ставились на двух собаках („Марс" и „Боб"), у которых был выработан положительный и тормозной (дифференцировка) сердечный и дыхательный условные рефлексы по описанному методу (2, 4, 5). После того как была выработана дифференцировка, т.е. когда в ответ на дифференцировочный раздражитель наблюдалось отчетливое урежение ритма сердечных сокращений и замедление дыхания, мы приступили к угашению дифференцировки. Для этого мы систематически в течение ряда дней и в каждом опыте многократно применяли только дифференцировочный раздражитель. Положительные раздражители были исключены из опытов.

На собаке „Марс" первый опыт с угашением был произведен тогда, когда дифференцировочный раздражитель только начал вызывать отчетливый эффект торможения, т.е. в стадии, когда прочность дифференцировки была относительно небольшой. Результаты опытов представлены в табл. 1 и 2.

Табл. 1 составлена на основании подсчетов частоты сердечных ударов за 10 секунд. Как правило, мы делали 3 таких подсчета до применения условного раздражителя для определения исходного фона (графа III), 3 подсчета за время действия раздражителя—обычно 30 секунд (графа V), и 5 подсчетов после прекращения раздражителя (графа VI). Для наглядности в графах VII и VIII изменения частоты ритма выражены в процентах, так как характер изменений сердечной деятельности изменялся в зависимости от стадии угашения, то отдельно представлены процентные изменения наибольшей и наименьшей частот ритма, наблюдаемых во время действия раздражителя, по отношению к среднему исходному уровню (графа VII). В графе VIII для расчетов взята только цифра, указывающая на наиболее глубокое торможение сердечной деятельности. Знак + означает учащение, знак — замедление сердечной деятельности. Последние две строчки табл. 1 представляют действие дифференцировки в системе нормального стереотипа с применением положительного раздражителя и его подкреплением.

Из табл. 1 видно, что при первых применениях дифференцировочного раздражителя сердечный ритм урежается как во время действия раздражителя, так и в последействии. Наиболее резкое торможение сердечной деятельности наблюдается в последействии. Кроме того, в начале действия раздражителя иногда удается уловить небольшое учащение ритма. Эти факты были подробно описаны в наших предыдущих статьях, где было дано также их теоретическое толкование (⁴).

Далее из таблицы видно, что по мере угашения дифференцировки учащение ритма в начале действия раздражителя становится все более значительным. Наряду с этим исчезает тормозное действие дифференцировки во время раздражения. Резко уменьшается также торможение в последействии. Если сравнить эффект тормозного раздражителя в стадии его глубокого угашения с эффектом положительного раздражителя, то существенной разницы между ними обнаружить не удается. Различие только количественное.

Таблица 1

Изменение частоты ритма сердечных сокращений по ходу угашения дифференцировки

I	II	III	IV	V	VI	VII		VIII
№№ опыта и даты	Порядковый № раздражения	Частота сердца до раздражения	Средняя частота сердца за 10"	Частота сердца во время раздражения	Частота сердца в последействии	% изменения частоты сердца во время раздражения (V:IV)		% изменения частоты сердца в последействии (VI:IV)
						наибольшая частота	наименьшая частота	
39, 20.X.54	98	14,5; 14,5	14,5	15; 13; 12	13; 11; 13; 11,5; 11	+3	—14	—24
	100	17; 14,5; 15,5	15,7	15; 14; 13	12,5; 12; 11,5; 14; 13,5	—4,5	—17	—26,5
	102	14; 14; 13	13,7	15,5; 13; 12	13; 11; 12; 12; 12	+13	—12	—20
	104	19; 18; 16,5	17,8	17; 15; 15	14; 13; 14,5; 14; 13	—4,5	—16	—27
	106	13; 13; 13,5	13,2	15; 12; 13	12; 11; 12; 12,5; 12,5	+13	—9	—16,5
40, 21.X.54	108	16,5; 15,5; 17,5	16,5	15; 16; 14,5	20; 17,5; 13; 13,5; 14,5	—3	—12	—21
	110	23; 19,5	21,2	17,5; 17,5	16; 18; 15; 20; 16	—17,5	—17,5	—24,5
	112	14,5; 14; 13	13,8	14; 13; 13	12; 11; 12, 12; 12,5	+1	—6	—20
	114	12; 14	13	16,5; 12,5; 13	11,5; 13; 13; 12; 12,5	+27	—4	—13
	116	13,5; 13; 16,5	14,3	15; 15; 13	12,5; 11,5; 12; 11,5; 12	+5	—9	—11,5
41, 22.X.54	118	14; 17; 13	14,7	14; 14; 14,5	12,5; 12, 13; 11,5; 11,5	—1,5	—5	—22
	120	12; 11,5; 11,5	11,7	14,5; 14; 13	11,5; 11,5; 12,5; 12; 12	+23,5	+11	—2
	122	12: 12; 12	12	13,5; 12; 13	11,5; 11; 12; 12,5; 11	+12	0	—8
	124	10; 11; 11	10,7	13; 11,5; 11,5	10; 10; 10,5; 10; 10	+21	+7	—6,5
	126	13; 12,5; 12,5	12,7	16; 15,5; 13	12,5; 11,5; 11,5; 12; 12,5	+26	+2	—9,5
	128	11,5; 12,5; 12	12	13; 13; 12,5	11,5; 11; 11	+8	+4	—8
	130	12; 11; 14	12,3	15; 13; 14,5	12; 11,5; 12,5; 12,5; 12	+22	+6	—6,5
	132	11; 11,5; 12,5	11,7	15; 13; 12	12; 11; 11,5; 11; 11,5	+28	+2	—6
	134	12,5; 13,5; 13	13	18; 17; 12	12,5; 12; 12; 13; 14	+38	—7,5	—7,5
42, 23.X.54	137	15,5; 15,5; 15,5	15,5	16,5; 14; 14	14; 14; 14; 13,5; 15,5	+6	—9,5	—13
43, 25.X.54	141	15; 15; 15	15	16; 14; 14	13; 13; 12,5; 13,5; 13	+6,5	—6,5	—16,5

Не менее отчетливые данные получены и в отношении дыхательной функции (табл. 2).

Таблица 2

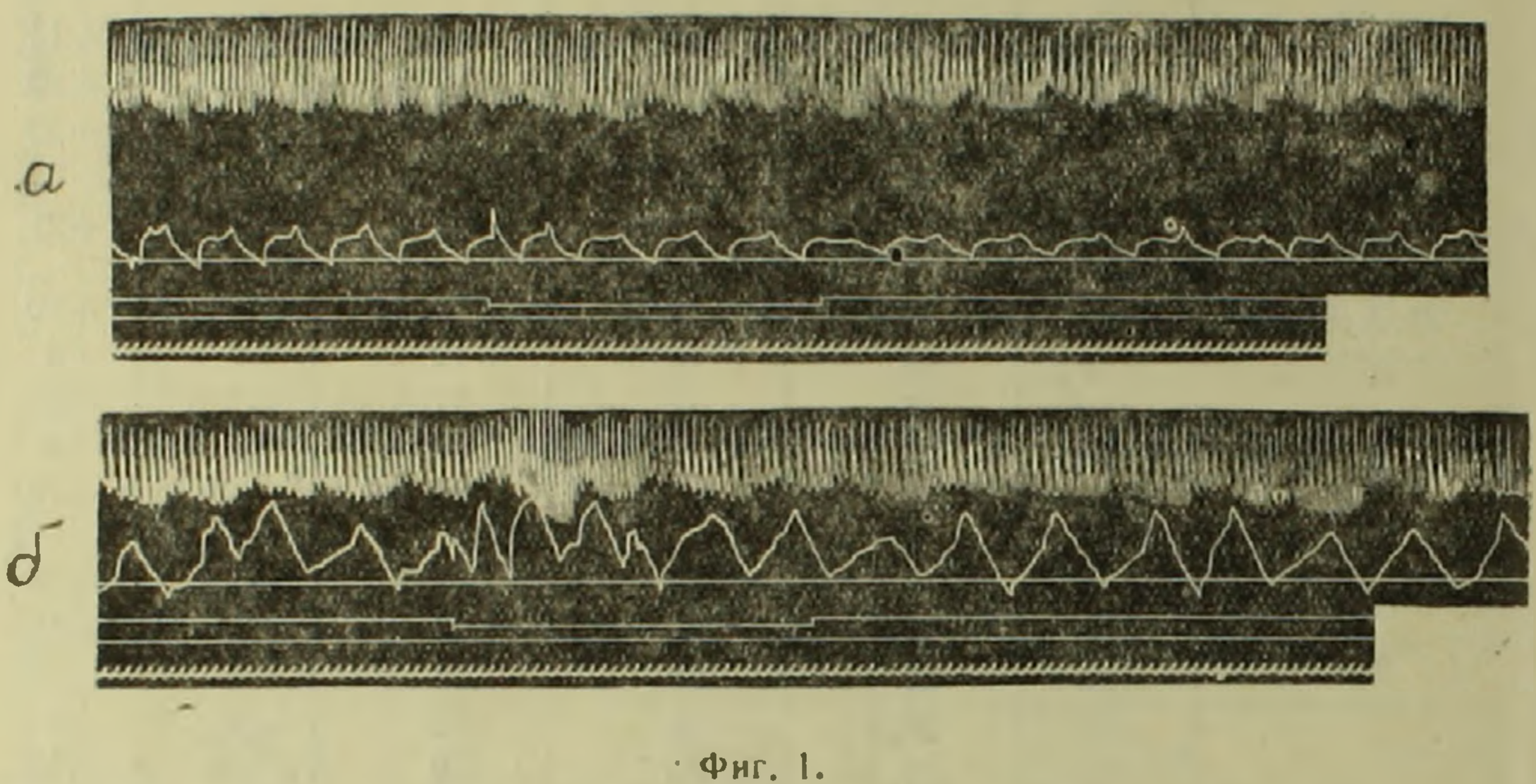
Изменение частоты дыхания по ходу угашения дифференцировки

I	II	III	IV	V	VI	VII
№ № опытов и даты	Порядковый № раздражителя	Продолжительность 3 циклов дыхания в секундах до раздражения	Продолжительность 3 циклов дыхания в секундах во время раздражения	Продолжительность 3 циклов дыхания в секундах в последействии	% изменения дыхания во время раздражения	% изменения дыхания в последействии
39 20.X.54 г.	98	17,5	19,5	20	+11	+14
	100	17,5	19,5	21,5	+11	+23
	102	17,5	18	21,5	+3	+23
	104	15,5	18	20,5	+16	+32
	106	18,5	20,5	22,5	+11	+21
40 21.X.54	108	19	19	21,5	0	+10
	110	18	16,5	19	—8,5	+5
	112	18	17	21,5	—5,5	+19
	114	20	19	20	—5	0
	116	20	17,5	22	—12,5	+10
41 22.X.54	118	19	18	22,5	—5	+18
	120	22	22	24,5	0	+11
	122	21	20	24	—5	+14
	124	23,5	23	25	—2	+6
	126	23	23	26	0	+13
	128	22	20	25	—9	+13
	130	24	20,5	25,5	—14,5	+6
	132	24	22	25	—8,5	+4
	134	21	16,5	23	—21	+9
42 23,X.54 г.	137	18	20	21	+11	+16
43 25.X.54 г.	141	17	17,5	20,5	+2	+20,5

Табл. 2 составлена на основании определения времени в секундах, необходимого для 3 полных циклов дыхательных движений непосредственно перед раздражением (для определения исходного уровня), во время раздражения (при этом не учитывалось первое дыхательное движение, как правило, всегда укороченное) и в последействии. Чем больше цифра, тем медленнее дыхание. Знак + означает замедление, знак —учащение дыхания.

До угашения дифференцировочный раздражитель вызывал замедление дыхания, более резко выраженное в последействии. По мере угашения, однако, картина изменяется: во время действия дифференцировки вместо замедления наблюдается учащение дыхания, т.е. угашенный тормозной раздражитель оказывает на дыхательную функцию

такое же влияние, как и положительный раздражитель. Как и в случае с сердечной деятельностью, в последействии хотя и сохраняется замедленный ритм дыхания, однако эффект угашенного раздражителя выражен намного слабее по сравнению с тем, что наблюдалось до угашения. Ниже приводятся оригинальные кривые, иллюстрирующие описанный ход функциональных сдвигов (фиг. 1). На фиг. 1*а* представлена кривая, показывающая влияние дифференцировки до угашения: замедление ритма сердечных сокращений и дыхательных движений как во время раздражения, так и в последействии. Кривая на фиг. 1*б* показывает влияние дифференцировочного раздражителя после его угашения: учащение ритма сердца и дыхания во время раздражения. Характерно также изменение амплитуды дыхательных движений. В то время как до угашения дифференцировка вызывает уменьшение амплитуды, после угашения такого уменьшения не наблюдается.



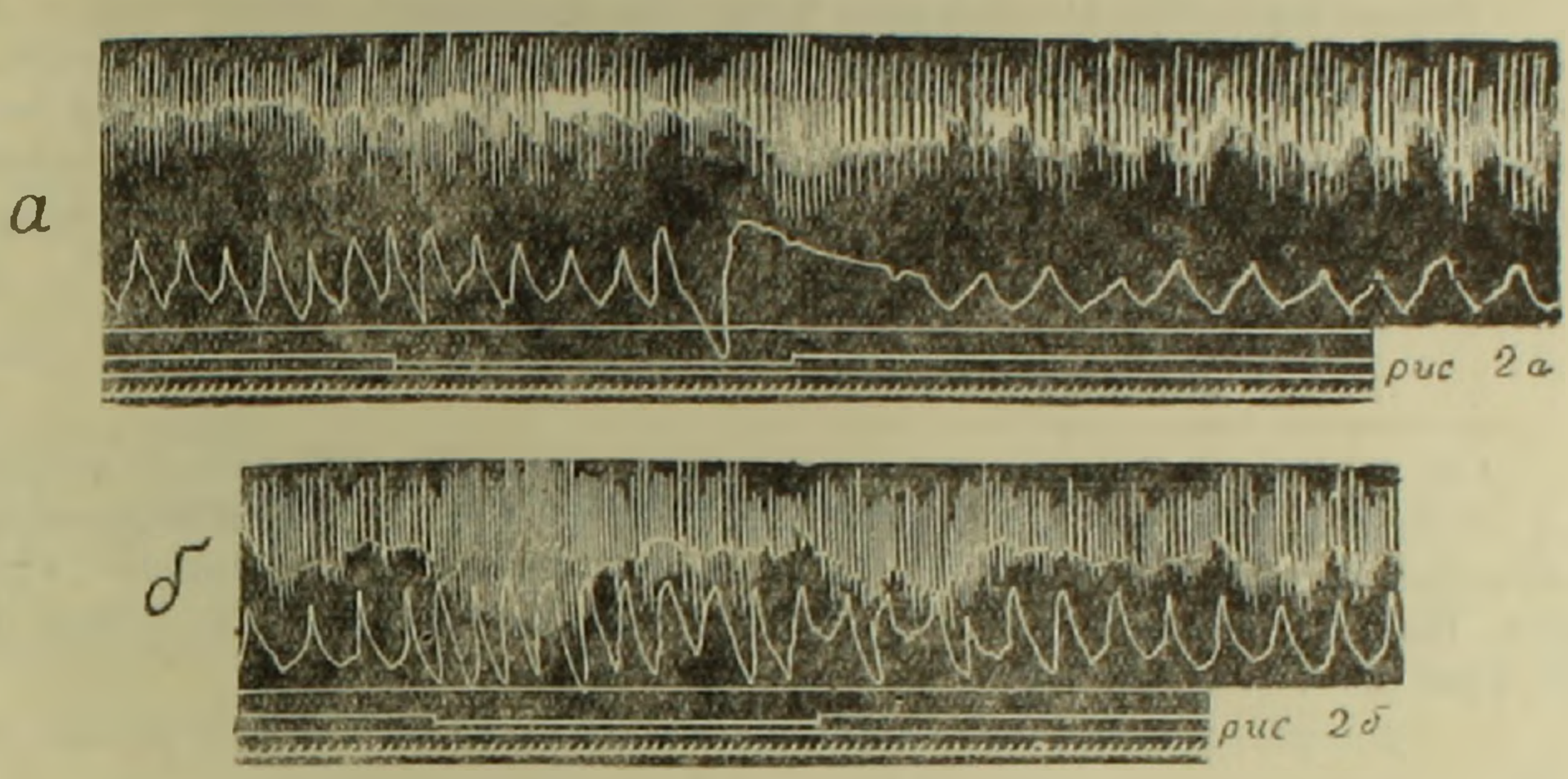
Фиг. 1.

Собака „Марс." Влияние угашения дифференцировки на сердечную деятельность и дыхание. а) до угашения. Порядковый № раздражителя =10); б—после угашения. Порядковый № раздражителя —131. Верхняя кривая — запись сердечной деятельности. Следующие сверху вниз — запись дыхания, запись движения конечности, отметка условного р-ля, отметка б-усл. р-ля, отметка времени в секундах.

Второй опыт с угашением на той же собаке был произведен после того, как дифференцировка была значительно упрочена. Результаты этого опыта подтверждают сделанные нами выводы, однако угашение тормозного раздражителя здесь менее выражено, чем в первом опыте, что, вероятно, связано с тем, что мы имели дело с более упроченным рефлексом.

На второй собаке („Бобе") мы провели опыт с угашением в стадии только что упрочившейся дифференцировки. Результаты этого опыта полностью совпадают с данными, полученными на первой собаке. На фиг. 2, как и для первой собаки, приводятся кривые, иллюстрирующие влияние дифференцировки на сердечную деятельность и дыхание до и после его угашения.

Таким образом, угашенный тормозный раздражитель стимулирует функцию аналогично тому, как угашенный положительный раздражитель вызывает торможение функции. Мы объясняем этот факт, исходя из предположения, что условный раздражитель, будь то положительный или отрицательный (тормозной), образует двоякого рода связи—одновременно связывается с двумя антагонистическими центрами, один из которых при возбуждении приводит к усилению, а дру-



Фиг. 2.

Собака «Боб». Влияние угашения дифференцировки на сердечную деятельность и дыхание. а—до угашения. Порядковый № раздражителя—79; б—после угашения. Порядковый № раздражителя—96. Обозначения те же, что и на фиг. 1.

гой к торможению функции. Принимая двойную связь анализатора с антагонистическими центрами коркового представительства безусловных рефлексов, угашение положительного условного раздражителя можно рассматривать как результат ослабления (торможения) положительных связей и усиления (оживления) отрицательных связей, а эффект угашенного тормозного раздражителя—как результат оживления положительных и торможения отрицательных связей. Такое толкование явлений хорошо согласуется с фактами, известными как в нормальной, так и патологической физиологии высшей нервной деятельности.

Ա. Մ. ԱԼԵՔՍԱՆՅԱՆ ԵՎ Ե. Ա. ԽՈՒԴՈՅԱՆ

Պայմանական արգելակիչ գրգռիչի մարում

Բարձրագույն ներվային գործունեության ֆիզիոլոգիայում հաստատված է, որ պայմանական արգելակիչ գրգռիչներն օժտված են բոլոր այն հատկություններով, որոնք հատուկ են պայմանական դրական գրգռիչներին։ Սակայն, եթե քաջ հայտնի է, որ դրական գրգռիչները չամրապնդման դնդքում մարում են, ապա արգելակիչ գրգռիչների մարման մասին ոչինչ հայտնի չէ։

Մեր ձեռնարկած փորձերը ցույց տվին, որ արգելակիչ դրդռիչների մեկուսացման կիրառումը նույնպես բերում է նրա մարմանը։ Մեր փորձերում պայմանական արգելակիչ դրդռիչն առաջ էր բերում սրտի գործունեության և շնչառության դանդաղում։ Մարած արգելակիչ դրդռիչը, ընդհակառակը, առաջացնում է իր սրտի և շնչառության ռիթմի արագացում, այսինքն ձեռք էր բերում դրական դրդռիչի հատկություններ։

Այս փաստի բացատրությունը պետք է որոնել արգելակիչ գրդռիչի մշակման պատմության մեջ։ Մենք ելնում ենք այն տեսակետից, որ ներքին արգելակման բոլոր տեսակների մշակման եղանակը, ըստ էության, ոչ այլ ինչ է, քան եթե ոչ դրական դրդռիչի վերափոխում բացասականի։

Սակայն արգելակիչ դրդռիչի լրիվ մշակումից հետո անգամ, անալիզատորի դրական կապերն անպայման ոնֆլեքսի կեղևային ներկայացուցչի հետ պահպանվում են թաքուն կերպով։ Արգելակիչ դրդռիչի մարման պրոցեսում այդ թաքուն կապերը նորից աշխուժանում և գերիշխող են դառնում, որով և բացատրվում է մարած արգելակիչ գրդռիչի դրական ազդեցությունը։

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

[1] *И. П. Павлов*, Полное собрание трудов, т.т. III и IV, 1949. [2] *А. М. Алексанян и Е. А. Худоян*, Изв. АН Арм.ССР, VIII, № 11, 1955. [3] *Л. А. Орбели*, Вопросы высшей нервной деятельности. Изд. АН СССР, М.-Л., 1949. [4] *А. М. Алексанян и Г. Е. Григорян*, Изв. АН Арм.ССР, V, 10, 71, 1962. [5] *А. М. Алексанян и Е. А. Худоян*, Изв. АН АрмССР, VII, 11, 57, 1954.